

Arbeiten des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Universität Prag.

VIII. Entwicklung der Lenticellen an beschatteten Zweigen von *Ampelopsis hederacea* Meh.

Von Dr. J. Kreuz,

Privatdocent an der Universität und Assistent des pflanzenphysiologischen Institutes in Prag.

[Mit 1 Tafel.]

Wenn wir auch über die Lenticellen noch keine umfangreiche Literatur besitzen, so scheint es doch, dass die Kenntniss ihrer Entstehung wie die physiologische Bedeutung derselben für das Leben der Pflanze durch die neueren gediegenen Arbeiten von Ch. E. Stahl¹ und Gottlieb Haberlandt², wenn auch noch nicht zur Gänze erschöpft, so doch dem Abschlusse nahe sei.

Ich will hier nicht weiter auf die einzelnen Arbeiten, die seit Guettard (1745) bis auf die Neuzeit erschienen sind, nicht auf die mannigfachen Deutungen, welche man diesen Gebilden und ihrem physiologischen Werthe für das Pflanzenleben zu Grunde legte, eingehen, da sie in den beiden oben citirten Arbeiten genugsam Würdigung gefunden, sondern in Nachstehendem eine von abnormen Nebenerscheinungen begleitete Entwicklungsart von Lenticellen erläutern, wie ich sie bei *Ampelopsis hederacea* Meh. gefunden und von der ich in keiner der mir zugänglichen Arbeiten³ etwas erwähnt fand.

¹ Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen. Halle 1873.

² Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen. Sitzb. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. I. Abth. Juli-Heft 1875.

³ Ich fühle mich verpflichtet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn k. k. Regierungsrath Prof. Dr. Weiss, für die bereitwillige Zuvorkommenheit, mit der er mir die Literaturbeihilfe zur Verfügung stellte, wie für die im Laufe der Arbeit ertheilten Winke meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen.

Im Garten des k. k. pflanzenphysiologischen Institutes der Prager Universität befindet sich ein aus Brettern errichteter Vorrathsschoppen, der ganz mit der erwähnten Pflanze überzogen ist; da geschieht es denn, dass Zweige derselben durch die breiten Spalten in den schattigen Raum hineinwachsen. Die durch einen solchen Umstand hervorgerufenen äusseren morphologischen Erscheinungen sind zu bekannt, als dass ich ihrer hier zu erwähnen nöthig hätte, denn sie kehren auch bei jeder andern im Schatten wachsenden lichtliebenden Pflanze wieder; was aber hier besonders unser Interesse erweckt, ist der Umstand, dass nicht nur der ganze Zweig mit Ausnahme seiner jüngsten Internodien, sondern auch die Ranken, Blattstiele, ja selbst die Blattnerven zweiten bis vierten Grades mit wasserhellen, glasartigen, an Thauperlen mahnenden Körpern bedeckt sind, die nicht selten die Grösse eines mittleren Schrotkornes erreichen¹. Diese Gebilde waren es denn auch, die mich zu einer eingehenden anatomischen Untersuchung veranlassten.

Was zunächst die Vertheilung derselben anbelangt, so finden sie sich äusserst zahlreich unterhalb jedes Internodialknotens beiderseits der Blattinsertion und den untersten Partien der Blattstiele; weniger häufig in den Mittelregionen des Internodiums, den Ranken und erwähnten Nerven der Blattunterseite. Sie pflegen am grössten am Internodialknoten, am kleinsten an den Blattnerven zu sein und brechen allesammt bei geringem Drucke leicht ab.

Entfernt man nun ein solches Gebilde, so zeigt es sich, dass es auf einer Rindenpartie sass, die viel heller gefärbt ist als die übrige Rinde, meist vier- bis sechsmal länger als breit ist, gegen die beiden Enden hin spitz sich auskeilt und mit der längsten Axe der Stammaxe parallel läuft.

Ich will gleich hier bemerken, dass diese linsenförmigen Partien nichts anderes sind als Lücken im hypoeidermoidalen Collenchyme, durch welche das chlorophyllführende, an Inter-

¹ Meyen (Secretionsorgane, p. 45) beschreibt ähnliche Bildungen zuerst und nennt sie Perldrüsen; de Bary (Vergl. Anatomie p. 69) Perlblasen, und bezeichnet die der Ampelideen, welche auch Hofmeister (Allgem. Morphol. p. 545) kannte, als Emergenzen. Ihr Zusammenhang mit Lenticellen war unbekannt.

cellularräumen reiche Rindenparenchym an die Epidermis herantritt, ein Umstand, der aus Stahl's citirter Arbeit zur Genüge bekannt ist.

Auf diesen Rindenpartien steht nun entweder nur je ein solches Gebilde, oder es finden sich deren zu gleicher Zeit mehrere vor, in welchem letzterem Falle sie nach der Längsaxe geordnet zu sein pflegen.

Um sich über den inneren Bau dieser Körper und deren Zusammenhang mit dem Stammmieren zu orientiren, ist es vor Allem nöthig, sich sehr dünne Querschnitte herzustellen, was bei dem Umstande, als diese Knöpfchen sehr leicht abbrechen, ziemlich schwierig ist. Ich half mir dadurch, dass ich den Zweig kurze Zeit (etwa 5 Minuten lang) in reetificirten Alkohol legte, wodurch ein Abbrechen weniger leicht erfolgt, obgleich bei dieser Behandlung das Object einigermassen leidet und man natürlich die so gemachten Beobachtungen an Schnitten zu controliren hat, die man ohne dieses Verfahren herstellte. Dieselben lehren nun:

1. Der wuchernde Körper ist von einer Epidermis überzogen, deren Zellen nach aussen dünnwandig bleiben, tangential mehr gestreckt sind als die Zellen der Stengelepidermis und feinkörniges Protoplasma führen;
2. die Epidermis dieses Zellkörpers geht continuirlich in die Epidermis des tragenden Stengels über;
3. der Scheitel des Körpers wird stets eingenommen von einer wohl ausgebildeten Spaltöffnung, was darauf hinweist, dass die Anlage desselben nur unterhalb einer Spaltöffnung erfolgt;
4. die den Körper bildenden Zellen sind in beschränkter Zahl vorhanden, zeigen aber bei ihren enormen Dimensionsverhältnissen ein üppiges Wachsthum, und sind strotzend mit feinkörnigem Protoplasma und Zellsaft gefüllt, in welchem grosse Ölkugeln und je ein scharf begrenzter Zellkern mit Kernkörperchen sich vorfinden;
5. gegen den Hals des Gebildes zu nehmen die Zellen an Grösse ab, sind hier in radiale Reihen geordnet und es ist mehr weniger deutlich ersichtlich, dass auch die grossen Zellen des Inneren der Lage nach einer dieser Reihen entsprechen;
6. unterhalb dieser Schichte radial angeordneter Zellen folgt bereits im Stammmieren ein Raum, der angefüllt ist mit

lose neben einander liegenden Zellen, deren Gestalt mehr weniger rundlich oval und deren Inhalt krümmlich missfarbig ist;

7. auf diesen Haufen locker neben einander liegender Zellen folgt eine Schichte von in radialen Reihen geordneten Zellen;
8. beinahe an der äussersten Grenze dieser Schichte befindet sich eine Lage zartwandiger Zellen, von denen der Augenschein lehrt, dass sie die Mutterzellen, nicht nur jener nach aussen hin radiär geordneten Reihen, sondern auch der nach innen zu in zwei bis drei Lagen vorhandenen chlorophyllführenden Zellen sein müssen, die sich dem Rindenparenchyme unmittelbar anschliessen;
9. rechts und links unmittelbar unter der Epidermis folgt eine einzellige Lage meristematischer Zellen, welcher eine mächtigere Collenchymschichte sich anreihet.

Beachten wir zunächst den Umstand, dass die Emergenz stets von einer Spaltöffnung gekrönt wird, erwägen wir weiter, dass unterhalb derselben unter dem Niveau der Epidermis ein Raum sich vorfindet, der mit isolirten Zellen angefüllt, und dass eine diesen Raum vom Rindenparenchyme bogenförmig abschliessende Zellschichte vorhanden ist, aus der ohne Zweifel jene isolirten Zellen hervorgegangen sind und halten dem gegenüber das, was uns Stahl über die Entwicklung und Anatomie der Lenticellen berichtet, so muss schon von vornherein jeder Zweifel schwinden, dass wir es auch im gegebenen Falle mit Lenticellen, wenn auch von einigermaßen abweichendem Baue zu thun haben.

Die eingehendere Prüfung des betreffenden Stammstückes zeigt nun allerdings, dass ausser diesen durchscheinenden Körpern sich ziemlich zahlreich, oft sogar neben den letzteren auf demselben Felde in ganz regulärer Weise Lenticellen herausbilden, dass diese nicht selten bis zum Reissen der vertrockneten Epidermis fertig sind, während jene Körper sich erst zu bilden beginnen, anderseits aber letztere schon vollkommen ausgebildet sein können, nebenbei hingegen regulär sich entwickelnde Lenticellen erst der Anlage nach vorhanden sind.

Wenn wir schon jene Bildungen ihrem anatomischen Baue nach unzweifelhaft als Lenticellen hinstellen müssen, so ist nach

Erwägung der vorhergehenden Thatsachen schwer einzusehen, wie unter gleichen äusseren Verhältnissen der Bildungsgang in dem einen Falle in normaler Weise vor sich gehen kann, während er in dem andern von so abnormen Nebenerscheinungen begleitet wird, ohne dass man einen zwingenden inneren Grund dafür annimmt und in der That zeigt sich diese Annahme beim Verfolgen des Entwicklungsganges als vollkommen berechtigt.

Zum Studium der vorschreitenden Entwicklung sind zarte Querschnitte durch die jüngsten Stengelpartien unerlässliche Bedingung; diess muss hier um so mehr beachtet werden, als in diesem Altersstadium nicht allein die Rinden-, sondern auch die Epidermis- und Collenchymzellen einen reichlichen krümmlichen Plasmahalt führen, in welchem zahlreiche Chlorophyllkörner eingebettet sind, durch welchen Umstand der Schnitt bei nur einiger Dicke undurchsichtig und sonach für die Untersuchung unbrauchbar wird.

Hat man ein günstiges Präparat sich angefertigt, so sieht man in jenen Partien der Epidermis, wo das Rindengewebe an selbe herantritt, in der Bildung begriffene Spaltöffnungen. Unter diesen noch geschlossenen Stomaten (Fig. 1, *ss*) sieht man aber, dass sich die den sehr kleinen Hof umgebenden Hofzellen *a*, *a*, durch mehr weniger tangential gestellte Wände zu theilen beginnen.

Diesem Beispiele folgen nun gradatim gegen das Stamminnere zu die nächst gelegenen Rindenparenchymzellen, niemals aber die nebenangrenzenden Collenchymzellen. Während aber die Theilproducte der übrigen Zellen von einander sich isoliren, d. h. in Füllzellen übergehen und in diesem Zustande zu jedem weiteren Vermehrungsprocesse unfähig sind, verhalten sich die Hofzellen ganz anders.

Hat die Hofzelle *a* (Fig. 1) sich in die beiden Tochterzellen *a'* und *b* (Fig. 2) getheilt, so ist es in der Regel letztere, welche zunächst wieder zur Theilung in die beiden Tochterzellen *b'* und *b''* (Fig. 2) schreitet, die Zelle *a'* nimmt immer mehr an Grösse zu, ohne vorderhand sich zu theilen, während *b''* sich allmählig unter Grössenzunahme abrundet und schliesslich als Füllzelle sich abtrennt: im Verlaufe dieses Vorganges hat *b'* wieder ihre ursprüngliche Grösse erreicht, theilt sich wieder, wie vorhergehend

geschildert, eine neue Füllzelle ist entstanden, eine neue plasma-reiche Zelle hat sich nach aussen ihrer Vorgängerin zugesellt. Von nun an werden von der distinct auftretenden cambialen Schichte *V* (Fig. 3, 4), die man hier als secundäre Verjüngungsschichte bezeichnen könnte, welche durch Hinzutreten der benachbarten subepidermalen Zellen *ax* (Fig. 3) vergrössert worden, nach innen zu in beschränkterem Maasse Füllzellen abgesondert, als nach aussen hin jene rasch wachsenden, wasser- und plasmareichen Zellen (Fig. 4, *w*), die ohne Interzellularräume aneinander schliessen, abgeschieden werden; doch auch die Zahl der letzteren erreicht keine hohen Werthe, dagegen nehmen sie verhältnissmässig geradezu riesige Dimensionen an, bleiben, wie bemerkt, stets aneinander geschlossen, sind strotzend mit körnigem Protoplasma und wässrigem Zellsafte gefüllt und enthalten einen scharf contourirten Cytoblast *Z* und grosse Öltropfen *o* (Fig. 5).

In Folge des so energischen Wachsthumes dieser Zellen verschwindet sehr bald der Hof der Spaltöffnung, die Epidermis wird in die Höhe gedrängt (Fig. 4) und sieht sich genöthigt, durch rasche Theilungen ihrer Zellen mittelst zur Oberfläche senkrecht stehender Wände diesem Drucke nachzugeben und durch das allseitige Wachsthum jener Zellen nach allen Dimensionen des Raumes sich ausdehnend, entstehen die wasserhellen, saftigen, keulenförmigen Gebilde, die von einer dünnwandigen Epidermis überzogen sind, auf ihrem Scheitel die nun vollkommen ausgebildete Spaltungsöffnung (Fig. 8) tragen und auf einem oft sehr dünnen Stiele sitzen, der von der cambialen Zone *V* (Fig. 5, 6) und den jüngsten nach aussen hin abgeschiedenen Zellen gebildet wird.

Während dieses Vorganges hat sich die Theilung der Rindenzellen immer weiter nach innen zu fortgesetzt, immer mehr Füllzellen sind gebildet worden, bis es schliesslich zur Herausbildung einer Verjüngungsschichte *v* (Fig. 4, 5) gekommen ist, die nun ihrerseits lebhaft die Erzeugung von Füllzellen übernimmt, von Zeit zu Zeit dem Rindenparenchyme eine Lage chlorophyllführender Korkrindenzellen *ph* (Fig. 4, 5) hinzufügt, und die Lenticelle bogenförmig vom inneren Gewebe des Stengels abschliesst.

Alle diese Vorgänge spielen sich auf dem jungen Stengel noch vor der Bildung des Phellogens ab, dessen Anlage in der ersten subepidermalen Zellreihe erfolgt (Fig. 6, *Py*) und es hat bis zu diesem Zeitpunkte der Körper in der Regel schon eine bedeutende Grösse erreicht, die Verjüngungsschicht oft schon eine so grosse Menge von Füllzellen abgesondert, dass nicht selten durch diesen Umstand die dem Körper nächst liegenden Partien emporgehoben werden und derselbe so auf einen Hügel zu stehen kommt. Geschieht es aber, dass die Anlage erst spät erfolgt (was auf älteren Stengeltheilen nicht so selten der Fall ist), wo das Phellogen bereits vorhanden ist, da trifft es sich, dass der Körper bereits eine bedeutende Grösse erreicht hat (Fig. 6), bevor es zur definitiven Bildung einer Verjüngungsschicht (Fig. 6, *r*) kommt.

So weit ist es in der Entwicklung der Lenticelle bis zur Mitte des Monats Juli gekommen. Untersucht man drei Monate später die Zweige wieder, so sieht man keine Spur mehr von jenen glasperlenartigen Gebilden; wo sie sasssen, da öffnet eine veritable Lenticelle ihre rostbraunen wulstigen Lippen und ein Querschnitt durch dieselbe zeigt uns keine Sonderheiten, wodurch sie sich von anderen normal gebildeten Lenticellen unterscheidet. Es scheint, dass mit der Anlage des Peridermas, welche von den Lenticellen ausgeht, das wuchernde Gebilde seine Rolle ausgespielt hat. Ob es durch den Druck der Füllzellmassen abgestossen wird, oder ob es zuerst eintrocknet und dann erst abfällt, kann ich nicht sagen, da mir zur entscheidenden Zeit das Material nicht zur Verfügung stand.

Ferner müssen erst eingehende Experimente, deren Ausführung ich mir vorbehalte, sicherstellen, ob mit der Ausbildung dieser Körper ein physiologischer Zweck erreicht werden soll oder ob dieselben bloss pathologische Erscheinungen sind, hervorgerufen durch ungünstige äussere Verhältnisse.

Fassen wir nun die Resultate dieser Arbeit zusammen, so ergibt sich Folgendes:

1. An beschatteten jungen Zweigen von *Ampelopsis hederaea* wird in der Mehrzahl der Fälle die Ausbildung der Lenticelle begleitet von der Ausbildung eines keulenförmigen, aus grossen, saftreichen Zellen bestehenden Körpers, der

sich über die Epidermis des Stengels erhebt und sein Entstehen einer cambialen, secundären Verjüngungsschichte verdankt, die, im Niveau der Stengelepidermis liegend, den Halstheil desselben einnimmt.

2. Die Entstehung dieses Körpers wird durch den Umstand bedingt, dass die Anlage der jungen Lenticelle unterhalb einer noch geschlossenen Spaltöffnung erfolgt.
3. Die secundäre Verjüngungsschichte, welche nicht nur nach aussen hin das Wachsen jener Körper bedingt, sondern auch nach innen zu, in allerdings beschränktem Maasse, Füllzellen erzeugt, geht hervor aus den Theilprodukten der Hofzellen.
4. Da diese Gewebkörper nicht allein auf dem Stengel, den Ranken und den Blattstielen, sondern auch auf den grösseren Nerven der Blattunterseite entstehen, ist damit erwiesen¹, dass Lenticellen sich auch auf den Blattnerven entwickeln können.
5. Als nothwendige Folge des Ortes ihrer Anlage trägt jeder von den Körpern auf seinem Scheitel eine Spaltöffnung.
6. Abgesehen von der vorübergehenden Erscheinung der eben erwähnten Gebilde erfolgt die weitere Entwicklung der eigentlichen Lenticelle in der bekannten normalen Weise.

¹ Per analogiam, da ich die Perlblasen der Blattnerven speciell nicht untersucht habe, indem ihr Äusseres mit dem der Stengel-Emergenzen vollkommen übereinstimmt.

Erklärung der Figuren.

a = Hofzellen; *s* = Schliesszellen der Spaltöffnung; *c* = Collenchym; *F* = Füllzellen; *V* = secundäre Verjüngungsschichte; *r* = primäre oder eigentliche Verjüngungsschichte der Lenticelle; *ph* = Korkrindenzellen; *o* = Öltropfen; *Z* = Zellkern; *w* = Innenzellen des Gewebekörpers; *Pg* = Phellogen; *P* = Periderma.

Fig. 1. Anlage der jungen Lenticelle. Die Hofzellen *a* wie die nächsten Rindenparenchymzellen haben sich getheilt.

„ 2. Weitere Theilung der Hofzellen; mit *b'* ist bereits die Anlage für die secundäre Verjüngungsschichte gegeben.

„ 3. Die den Hofzellen benachbarten Zellen *x* haben sich ebenfalls getheilt und nehmen Theil an der Bildung der secundären Verjüngungsschichte. Die ersten Füllzellen *F* haben sich isolirt.

„ 4. Die ersten Zellen des Gewebekörpers *w* nehmen an Grösse zu. Primäre Verjüngungsschichte *r* schon vorhanden und ist bereits thätig in der Bildung von Füllzellen und der ersten Korkrindenzellen *ph*.

„ 5. Ein junger Gewebskörper, unter dem sich bereits eine vollständig ausgebildete Lenticelle befindet. Die Anlage des Phellogens ist noch nicht erfolgt.

„ 6. Ein junger Gewebskörper, der sich an einer älteren Stengelartie entwickelt hat. Das Phellogen *Pg* ist bereits ausgebildet; die primäre Verjüngungsschichte *r* erst in der Anlage vorhanden.

„ 7. Eine offene Lenticelle kurze Zeit nach dem Abfalle des Gewebskörpers. Phellogen *Pg* und die ersten Peridermlagen *P* ausgebildet.

„ 8. Scheitelpartie eines Gewebskörpers mit der Spaltöffnung von oben gesehen.

Sämmtliche Figuren sind nach der Vergrösserung 147:1 entworfen.